LIMNOLOGÍA

Caldasia 25(2) 2003: 337-354

EFECTOS DEL CAUDAL SOBRE LA COLONIZACIÓN DE ALGAS EN UN RÍO DE ALTA MONTAÑA TROPICAL (BOYACÁ, COLOMBIA)

Influence of the flow on the colonization of algae in a river of tropical high mountains (Boyacá, Colombia)

LUISA FERNANDA MARTÍNEZ
Cra 45 A No. 58- 85 Apto. 319, Bogotá, D.C., Colombia. luisa_f_martinez @ hotmail.com

JHON DONATO
Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C., Colombia. jcdonator@unal.edu.co

RESUMEN

En el río Tota (Boyacá, Colombia) se midieron variables ambientales e hidrológicas para conocer la influencia sobre la colonización de algas del perifiton. Se estimó la diversidad y la densidad e igualmente se establecieron a partir de los días de aparición, la morfología y la medición de los tamaños celulares los patrones de colonización y las etapas de desarrollo de la comunidad. Los muestreos se realizaron en tres períodos climáticos diferentes en las cuales se midieron diariamente durante 15 días las variables ambientales e hidrológicas y se tomaron mediante la utilización de substratos artificiales las muestras biológicas. En cuanto a las variables medidas se encontró que la variación mensual fue más importante que la variación diaria. El flujo (caudal) está altamente relacionado con la precipitación pluvial (n= 45; r= 0.93) y ejerció influencia en la colonización de las algas ya que generó patrones diferentes de acuerdo con las variaciones estacionales. Las diatomeas dominaron en las épocas de estudio y se ordenaron durante las etapas de desarrollo como especies colonizadoras de etapas primarias, intermedias y tardías. Las clorofíceas, cianofíceas y las euglenofíceas ocuparon un porcentaje menor del conjunto de las especies. La diversidad fue mayor en condiciones de flujos medios y lluvias esporádicas, mientras la densidad fue máxima cuando los valores de flujo fueron mínimos.

Palabras clave. Algas, Perifiton, ríos andinos, sustratos artificiales.

ABSTRACT

In Tota´s stream (Boyacá, Colombia), environmental and hydrological variables were measured to detect their influence on the colonization of periphytic algae; we also considered diversity and density, and equally colonization patterns and the development stages of the community by means of the days of appearance, morphology and cellular sizes. The samplings were made in three different climatic times in which we calculated daily during 15 days the environmental and hydrological variables and took biological samples; for these last, artificial substrata were used with the purpose of controlling the area and time (days) of algal colonization. We found that seasonal variation was more important than daily variation for hydrological and environmental factors. The flow depended on pluvial precipitation (n= 45; r = 0.93) and it exercised influence in colonization of algae because it generated patterns different from agreement with seasonal variations. Diatoms dominated in the study times and they were registered during development stages as colonizing species of primary, intermediate, and late stages. Green algae, blue - green algae and *Euglena* species occupied smaller percentages. Diversity was higher in conditions of mean flows and sporadic rains, while the abundance was maximum when values of flow were minimal.

Key words. Algae, Periphyton, Andean rivers, artificial substrata.

INTRODUCCIÓN

Las características hidrológicas, físicas y químicas, así como los disturbios y la heterogeneidad espacial y temporal en los ríos, definen la distribución, la dispersión, la colonización y la respuesta de los organismos al medio. La hidrología del río depende altamente del clima local (Allan 1995); en el trópico se presenta una estacionalidad climática que se debe principalmente a períodos de lluvia y sequía de cada región (Payne 1986), de modo que estas variaciones generan cambios a escala pequeña en los procesos y patrones dentro de las comunidades (Cooper *et al*. 1998). Los cambios en la hidrología, especialmente en el flujo y la velocidad de la corriente, se consideran como disturbios que desencadenan el proceso de sucesión (Wiegand *et al*. 1998).

Las algas del perifiton constituyen una comunidad adherida a diferentes sustratos en un río (Allan 1995) y son los productores primarios de la red trófica (Wetzel 2001). La colonización, el crecimiento y el desarrollo de esta comunidad comienza con especies pioneras, de vida corta y tasas reproductivas altas, que preparan el ambiente para la llegada de especies intermedias y termina con la entrada de especies tardías de ciclos de vida más complejos y tasas reproductivas más lentas (Stevenson *et al*. 1996).

La mayoría de estudios sobre colonización muestran diferencias en la composición de especies generadas por factores abióticos (McCormick & Stevenson 1991). Sin embargo, las interacciones y las estrategias dentro de las comunidades generan modelos sucesionales (Begon *et al*. 1996, Conell & Slatyer 1978). Además de cambios funcionales dentro de la comunidad, se presentan otros a nivel estructural como los tamaños celulares y la morfología. Según Odum (1994) y Margalef (1993), en estados iniciales de sucesión y colonización las especies presentan tamaños pequeños y morfología sencilla, mientras que en los estados tardíos las especies presentan tamaños grandes y morfología más compleja. De igual manera, se afirma que la diversidad es baja en la fase inicial y alta en la fase final, mientras que son más complejos los ciclos de vida y las estrategias reproductivas a medida que avanzan las etapas de colonización (Sournia 1982).

Este estudio pretende establecer la relación del flujo o caudal registrado en tres épocas hidrológicas diferentes con la colonización, la diversidad y la composición de las algas del perifiton y de igual manera, identificar los patrones de colonización, así como las etapas de desarrollo y los cambios de la comunidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en una sección de la cuenca media baja del río Tota, localizada en el municipio de Cuítiva (Boyacá, Colombia), flanco oriental de la cordillera Oriental a 05º37’ N y 72º59’ O, a una altura de 2.550 m, con una temperatura media anual de 15ºC y una precipitación media de 815 mm anuales (IGAC, 1980). El clima en general es subhúmedo con régimen de lluvias monomodal, donde el período de abril a noviembre corresponde a los meses más lluviosos del año, mientras que los meses secos son diciembre, enero y febrero. La fase de campo se realizó durante tres períodos de 15 días. El primer período comprendió del 4 al 18 de septiembre de 1999, el segundo del 28 de noviembre al 12 de diciembre de 1999 y el tercero del 30 de enero al 13 de febrero de 2000.

Variables hidrológicas y ambientales

Diariamente se midieron las variables hidrológicas y se tomaron las muestras biológicas. La velocidad de la corriente se midió como el tiempo en el que flota un objeto sobre una distancia y el flujo o caudal a partir de la fórmula propuesta por Wetzel & Likens (2000): $Q = wdla/t$; donde w es el ancho (m) de la sección transversal del canal, d es la profundidad media (m), l/t es la velocidad de la corriente ($m.s^{-1}$) y a es igual a 0.8.

El oxígeno y la temperatura del agua se midieron con un oxímetro YSI modelo 57. El pH se determinó con un potenciómetro CG818 y la conductividad se midió con un conductímetro YSI modelo 33. Para los análisis químicos del agua se tomaron muestras en los días 1, 8 y 15 de cada período de estudio las cuales se conservaron con cloroformo y se midieron los iones (Ca^{2++}, Mg^{2++}, Cl^{-} y $SO^{=}_{4}$) y los nutrientes (NH_3, PO_4 y Si) siguiendo las técnicas descritas en APHA (1998). Los datos climáticos como precipitación, brillo solar y temperatura se obtuvieron de mediciones realizadas por el IDEAM en la estación climática El Tunel, localizada en el municipio de Cuítiva (Boyacá).

Variables biológicas

Se dispusieron sustratos artificiales para la colonización de las algas, los cuales se construyeron con baldosas de cerámica (Poff *et al*.1990) de 5 x 5 x 1 cm. Estas se distribuyeron en tres filas sobre rieles de hierro en una estructura metálica ubicada perpendicular al fondo del río, la cual se inclinó 45º y se pusieron en contra de la corriente a una profundidad de 40 cm. De la estructura, se colectaron al azar tres cerámicas diarias que se rasparon por un solo lado incluyendo el borde. Se introdujeron las muestras de cada cerámica por separado en frascos de vidrio con 20 ml de agua destilada y 0.2 ml de lugol (Donato *et al*. 1996). La primera cerámica se utilizó para el análisis cualitativo, la segunda para los conteos y la tercera para estudiar los tamaños y las características morfológicas de las especies. Después se volvieron a poner las cerámicas marcadas en la estructura para evitar modificaciones del microambiente.

Análisis cualitativo, cuantitativo y clasificación de etapas de desarrollo

Para el análisis cualitativo se observaron las muestras en fresco y preparadas (diatomeas) en un microscopio óptico Nikon eclipse E400. La preparación de diatomeas se realizó según el método propuesto por Renberg (1981). Para el análisis cuantitativo se introdujo un volumen de 10 ml de la muestra en una cámara de sedimentación Hydro Bios Kiel®. Luego de dejar sedimentar durante 10 horas se realizaron conteos de células por especie en un microscopio invertido Photo Zoom™ Bausch & Lomb, según la técnica de Uthermöhl. Se contaron hasta 400 células de la especie más representativa y se determinó la densidad de células por área de superficie (APHA 1998).

Las etapas de colonización de las especies se precisaron con los datos enumerados en la Tabla 1. Para el cálculo de las dimensiones celulares se midieron en promedio 15 células por especie por cerámica por día.

Análisis de datos

La diversidad se calculó con el índice de Shannon & Wiener (1949) en base e. La

Tabla 1. Criterios generados en este estudio para establecer las etapas de desarrollo de las algas del perifiton en el río Tota durante los tres períodos de estudio.

Días de aparición	Del día 1 al (7) 9= Colonizadoras de etapas primarias Del día (7) 9 al 15= Colonizadoras de etapas tardías Del día 8 al 10= Colonizadoras de etapas intermedias Del día 1 al 15= Especies permanentes
Morfología	Morfotipos sencillos (redondeados, alargados, postrados y algunos pedunculares) = Colonizadoras de etapas primarias Morfotipos complejos (ovalados, alargados, naviculiformes, oblicuos, oviodes, sigmoides y pedunculares) = Colonizadoras de etapas tardías

estimación de la variación diaria y por períodos de muestreo en las variables climáticas, hidrológicas, ambientales y biológicas (diversidad y densidad) se realizó a través de un Análisis de Varianza ANOVA de dos vías Modelo I . La correlación de la densidad de especies con las variables hidrológicas a través de los días de estudio se realizó por medio de un Análisis de Correspondencia Canónico (ACC). La ordenación de los tamaños celulares por especies y por días de aparición se realizó con un Análisis de Correspondencia (AC), previa transformación (log y log+1) de los datos. Adicionalmente se ejecutó la versión "detrend correspondence analysis". Para establecer la relación del flujo y la diversidad con los tamaños celulares se realizó una correlación de Pearson previa normalización de las variables. La correlación de las variables climáticas e hidrológicas con los días y los períodos de estudio se obtuvo por medio de un Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP, AC, DCA y ACC se calcularon con el programa PC-ORD versión 3.17.

RESULTADOS

Caracterización climática y dinámica hidrológica

Los tres períodos de estudio presentaron características climáticas diferentes; la precipitación pluvial presentó diferencias significativas entre períodos (n=44; p=0.0278). Septiembre presentó los valores más altos (21.91 mm); el período noviembre- diciembre presentó lluvias esporádicas y enero- febrero fue el período seco. La temperatura del aire no presentó variaciones significativas ni entre los días ni entre períodos ($p > 0.05$); los valores registraron un rango entre 9.2 y 12.4 ºC. El brillo solar presentó diferencias altamente significativas entre períodos (n=44; p=0.0001); con un valor máximo en el período enero- febrero (9.7 horas) y mínimo en septiembre (0 horas).

En cuanto a la hidrología, se encontró que las variables medidas presentaron diferencias significativas entre períodos de estudio (n=44; p=0.0000). Los valores más altos de flujo se registraron durante el primer período, con un reporte máximo de 5.2 m^3s^{-1}; durante el segundo período se presentaron valores entre 1.2 a 3.7 m^3s^{-1} y en el último período (época seca) el flujo registró valores bajos, especialmente en los días 14 y 15 con 0.07 m^3s^{-1}. La velocidad de la corriente presentó el máximo valor el día 2 del primer período con 1.62 m s^{-1}; el valor mínimo ocurrió en el tercer período con 0.18 m s^{-1} durante los días 7 y 14.

En la ejecución previa del ACP, se encontró que la correspondencia entre las variables climáticas e hidrológicas con los dos primeros ejes explica el 74.6% de la varianza. El flujo (r=-0.95), la velocidad del agua (r=-0.79) y la profundidad (r=-0.84) se encuentran asociadas al primer eje; la precipitación pluvial (r=-0.62) y la temperatura (r= 0.42) se asociaron al segundo eje. Este análisis permitió diferenciar para el sector del río tres períodos climáticos e hidrológicos diferentes; el primero con lluvias frecuentes, flujos altos y temperaturas bajas (septiembre); el segundo con lluvias escasas, flujos medios y temperaturas medias (noviembre- diciembre) y el tercer período sin lluvias, flujos muy bajos y temperaturas altas (enero- febrero).

Variables ambientales y química de la masa de agua

La temperatura del agua presentó valores máximos en el período seco (14- 22 ºC), mientras en los períodos de lluvia e intermedio los valores oscilaron entre 9 y 12 ºC. El oxígeno, por el contrario, presentó valores bajos en el período seco (3.45 a 6.9 mg l^{-1}), valores medios en el lluvioso (6.8 a 8.2 mg l^{-1}) y valores máximos en el intermedio (8.5 a 9 mg l^{-1}). La variación del oxígeno fue significativa entre los períodos (n=44; p=0.0000) y los datos se correlacionaron positivamente con todas las variables hidrológicas ($p<0.05$).

La conductividad registró valores máximos durante el período seco (153 a 280 µS cm^{-1}), medios en el intermedio (60 a 80 µS cm^{-1}) y mínimos en el lluvioso (30 a 55 µS cm^{-1}); las variaciones en los datos fueron significativas entre períodos (n=44; p=0.0000). El pH no presentó variaciones y los valores oscilaron entre 6.53 y 8.20.

Los iones de calcio y magnesio se correlacionaron negativamente con las variables hidrológicas ($p<0.05$); el calcio presentó variaciones significativas entre períodos (n=9; p=0.0006), al igual que el magnesio (n=9; p=0.0332) y los cloruros (n=9; p=0.0236). Los nitritos y nitratos fueron indetectables en los análisis de laboratorio. Los valores de amonio, fósforo reactivo soluble y sílice no presentaron diferencias significativas ($p>0.05$). En la Tabla 2 se encuentran los rangos de valores de las principales variables ambientales y químicas reportadas en este estudio.

Tabla 2. Comparación entre los valores de las variables físicas y químicas reportados por Margalef (1983) y Allan (1995) con las descritas para el río Tota en este estudio.

Variable	Ríos de montaña de Sudamérica (Margalef 1983)	Ríos de Sudamérica (Allan 1995)	Río Tota
pH	6.6- 7.7	-	6.53- 8.20
Conductividad µS.cm^{-1}	25- 113	-	40- 280
Ca^{++} mg.l^{-1}	2.6- 10	6.3	20- 70
Mg^{++} mg. l^{-1}	0.5- 11	1.4	2-56
Cl^{-} mg. l^{-1}	0.5- 3.0	4.1	2-6
SO_4 mg. l^{-1}	0.3- 10	3.8	1-10
Alcalinidad µeq.l^{-1} $CaCO_3$	0.2- 10	-	0.13- 0.74
PO_4 mg.l^{-1}	0.02- 0.5	-	0.1- 0.8
SiO_2 mg.l^{-1}	1.5- 50	10.3	1.8- 9.0
NH_3 mg.l^{-1}	-	0.1- 05	0.1- 0.24
NO_3 mg.l^{-1}	0.01- 3.8	0.4- 1.3	0

Composición, diversidad, densidad y patrones de colonización de las algas del perifiton

Se encontraron en total 57 especies de algas, de las cuales 46 pertenecen a la clase de las Bacillariophyceae, siete a las Chlorophyceae, tres a las Cyanophyceae y dos a las Euglenophyceae.

Las diatomeas (Bacillariophyceae) fueron el grupo dominante durante los días de cada período de estudio; *Cocconeis placentula*, *Cymbella sinuata*, *Navicula capitatoradiata*, *Nitzschia* sp. y *Gomphonema* cf. *angustum* fueron las especies más comunes. Las clorofíceas estuvieron representadas por cuatro especies de desmidiáceas y una clorococal. Las cianofíceas presentaron tres especies, dos de ellas coloniales. Se registraron únicamente dos especies de euglenofíceas en el período seco.

Los cambios en la densidad de las especies presentaron diferencias significativas (n=45;p=0.000), el valor máximo se registró en el tercer período con 8934.5 cel cm^{-2} y el mínimo en el primero con 38.12 cel cm^{-2}. La densidad máxima diaria por muestra se observó el día 9 del tercer período, con un total de 1722.32 cel cm^{-2} (Figura 1). La especie más abundante fue *Cocconeis placentula* con 990 cel cm^{-2} en el día 10 del tercer período.

La diversidad presentó una variación entre períodos más significativa que la diaria (n=45; p=0.0000); el valor más alto del índice de Shannon fue 2.9 bits ind^{-1} y se registró el día 9 del segundo período. En los días 1, 2 y 4 del primer muestreo no se evidenció colonización en las placas; en los días 8 y 9 no se tomaron muestras por el aumento excesivo del caudal. En el primer período la diversidad se mantuvo baja, cuando los valores de flujo fueron altos. En el segundo período se presentaron los valores más altos de diversidad y los valores de flujo fueron medios. En el último período la diversidad es un poco más baja que en el muestreo anterior y hacia la mitad de los días tiende a disminuir sin cambios significativos (p>0.05); estos valores coincidieron con los más bajos valores de flujo (Figura 2). Los promedios de tamaños de las especies por día y por período se observan en la misma figura. En el primer período se evidencia ausencia de datos en los días 2, 4, 8 y 9 debido a los valores altos de flujo. No se observó una correlación significativa (Pearson, r= 0.032; p>0.05) entre los rangos de tamaños celulares con el flujo y la diversidad.

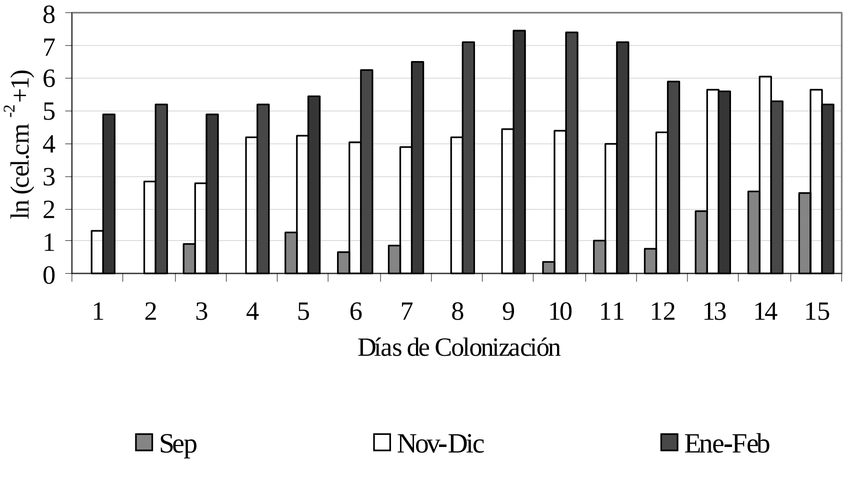


Figura 1. Densidad numérica total-Densidad de individuos de algas del perifiton (ind. cm^{-2}) en los 15 días de cada período de estudio.

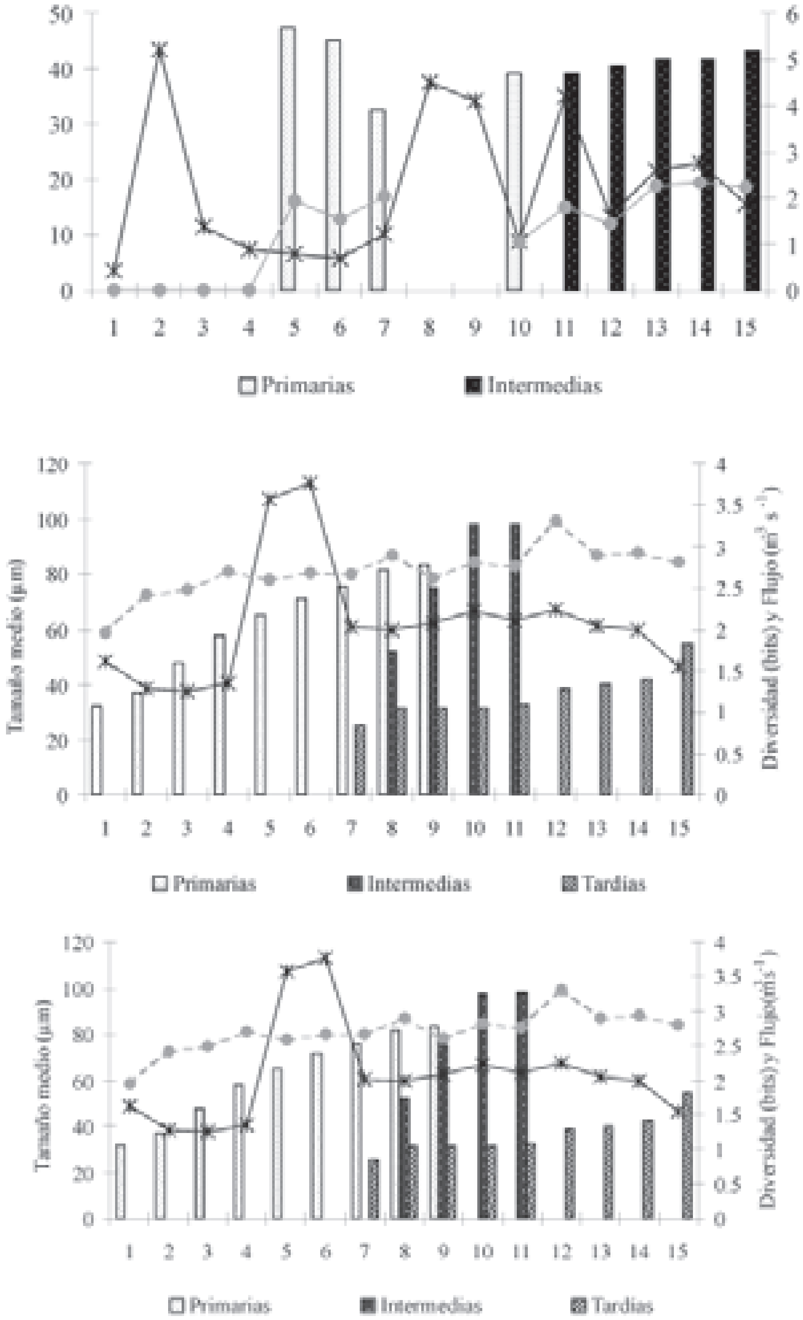


Figura 2. Etapas de desarrollo de la comunidad de algas del perifiton en el río Tota de acuerdo con los promedios de los tamaños celulares en cada uno de los períodos de estudio. Los puntos representan la diversidad, en el primer período durante los días 1, 2 y 4 no se observaron individuos y en los días 8 y 9 hay ausencia de datos. Los asteriscos representan el flujo.

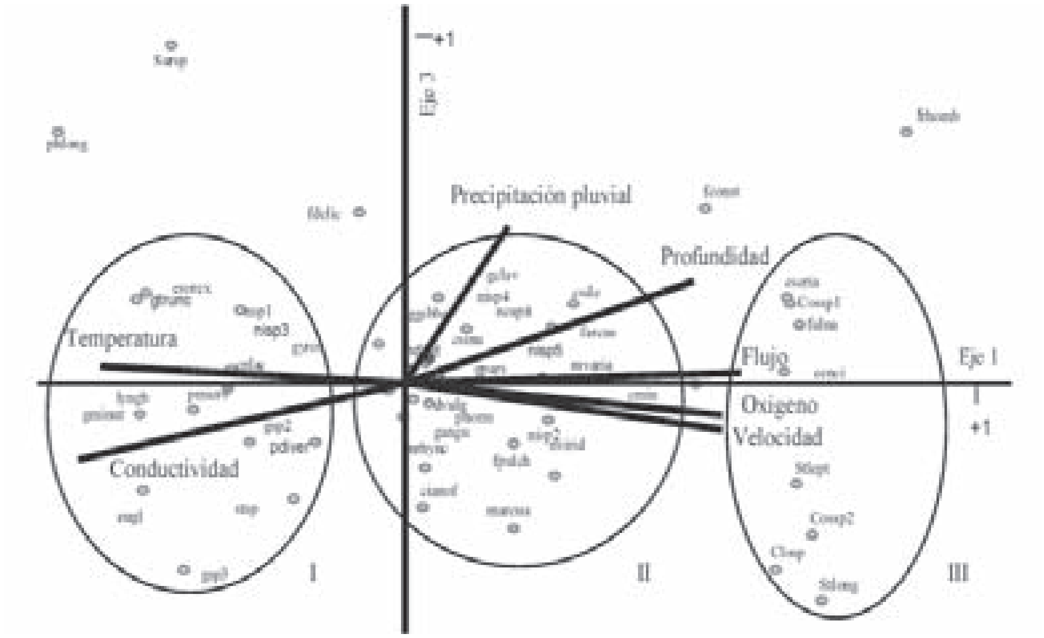
En el ACC (Figura 3), los tres primeros ejes explican el 33.9% del total de la varianza de la muestra. Las variables ambientales e hidrológicas tienen mayor correlación con los ejes 1 y 3. Al primer eje están asociados el flujo (r=0.98), y la conductividad (r=-0.94). La precipitación pluvial está asociada al tercer eje (r=0.41).

La ordenación de las variables y las especies se observa en la Figura 3. Las especies se encuentran en tres grupos; el primer grupo (I) comprende especies asociadas con valores altos de conductividad y temperatura. El segundo (II) contiene especies relacionadas con valores medios de flujo, oxígeno y velocidad, y valores altos de precipitación y profundidad, sin embargo, éstas presentan menor variación entre los períodos de estudio. Finalmente, el tercero (III) está formado por especies asociadas con valores altos de las variables hidrológicas y oxígeno.

Las etapas de colonización de las algas varían estacionalmente. Los análisis demostraron patrones de colonización para cada período. En el primer período (Figura 4) la colonización empieza a partir del día 5. Se registraron cinco especies de etapas primarias y 14 especies de etapas intermedias (Tabla 3); todas son diatomeas menos *Staurastrum leptocladum* (Desmidiaceae). Los tamaños celulares se mantienen en un rango de 12- 74.2 µm, los que comparados con los tamaños de las especies presentes en los otros períodos, son pequeños. Las características morfológicas de las especies revelan biotipos pennados con rafe, con excepción de *Melosira varians* que es céntrica. Entre las colonizadoras de etapas primarias predominan formas alargadas, mientras que en las colonizadoras de etapas intermedias se presentan formas oblicuas, ovaladas y son de hábito postrado y peduncular.

Tabla 3. Estados de colonización de las algas de acuerdo con el tamaño, los días de aparición y la morfología durante el primer período (septiembre).

Estado de colonización	Especie	Tamaño (µm)	Días de aparición	Biotipo/morfología
Colonizadoras primarias	*C. silesiaca*	25.8-38.4	5,7,10,13,14	Pennada-oblicua-postrada
	F. cf. *delicatissima*	65.5-67.2	13,14	Pennada-alargada
	F. ulna	70.5-74.2	11,13,14	Pennada-alargada
	M. varians	21.29-27.5	11,13,14,15	Céntrica-cilíndrica
	N. capitatoradiata	33-37	13,14,15	Pennada alargada
Colonizadoras intermedias	*C. placentula*	17-21.29	11,12,14	Pennada-ovalada
	C. minuta	15	14,15	Pennada-oblicua-postrada
	C. sinuata	17-17.5	13,14,15	Pennada-oblicua-postrada
	F. construens	12	14,15	Pennada-naviculiforme
	G. clavatum	18.5-25.2	11,12,13,15	Pennada-peduncular
	G. augur	21.29	14,15	Pennada-peduncular
	G. parvulum	24.3-27	14,15	Pennada-peduncular
	Gomphonema sp$_1$	36-36.7	14,15	Pennada-peduncular
	N. digitoradiata	29.3-36.6	13,14,15	Pennada-naviculiforme
	N. cf. *viridula*	34.2-36.6	13,14	Pennada-naviculiforme
	Nitzschia sp$_2$	38	15	Pennada- alargada- rafe lateral
	Nitzschia sp$_3$	80-97	13,14,15	Pennada- alargada- rafe lateral
	Nitzschia sp$_4$	24.4-26	13,14,15	Pennada- alargada- rafe lateral
	N. cf. *palea*	50-53.2	12,13,14,15	Pennada- alargada- rafe lateral
	Surirella sp.	90	13,14	Pennada- ovoide
	S. leptocladum	67-75	11,12,14,15	Procesos alargadados



cmin= *Cymbella minuta*
cplac= *Cocconeis placentula*
csile= *Cymbella silesiaca*
csinu= *Cymbella sinuata*
dvulg= *Diatoma vulgaris*
eenci= *Eunotia* cf. *encisa*
eseria= *Eunotia* cf. *serra*
esorex= *Ephitemia sorex*
fconst= *Fragilaria construens*
fdelic= *Fragilaria* cf. *delicatissima*
frhomb=*Frustulia rhomboides*
fulna= *Fragilaria ulna*
gclav= *Gomphonema clavatum*
gparv= *Gomphonema parvulum*
gaug= *Gomphonema* cf. *augur*
gangu= *Gomphonema* cf. *angustum*
gtrunc= *Gomphonema truncatum*
gminut= *Gomphonema minutum*
gsp1= *Gomphonema* sp.$_{1}$
gsp2= *Gomphonema* sp.$_{2}$
gyros= *Gyrosigma* sp.
mvaria= *Melosira varians*
ncapit= *Navicula capitatoradiata*
ndigit= *Navicula digitatoradiata*
nrhyn= *Navicula rhynchocephala*
nvirid= *Navicula viridula*
nsp1= *Nitzschia* sp.$_{1}$
nisp2= *Nitzschia* sp.$_{2}$
nisp3= *Nitzschia* sp.$_{3}$
nisp4= *Nitzschia* sp.$_{4}$
nisp5= *Nitzschia* sp.$_{5}$
pdiver= *Pinnularia divergens*
pmicro= *Pinnularia* cf. *microstauron*
stsp= *Stauroneis* sp.
sursp= *Surirella* sp.
cossp1= *Cosmarium* sp$_{1}$
cossp2= *Cosmarium* sp$_{2}$
closp= *Closterium* sp.
stlept= *Staurastrum leptocladum*
stlong= *Staurastrum longipes*
marcua= *Monoraphidium* cf. *arcuatum*
cianof= *Cianoficeae*
phorm= *Phormidium* sp.
lyngb= *Lyngbya* sp.
eugl= *Euglena* sp.
phlong= *Phacus longicauda*

Figura 3. Ordenación por ACC de las especies de algas de acuerdo con las variables ambientales e hidrológicas durante los períodos de estudio.

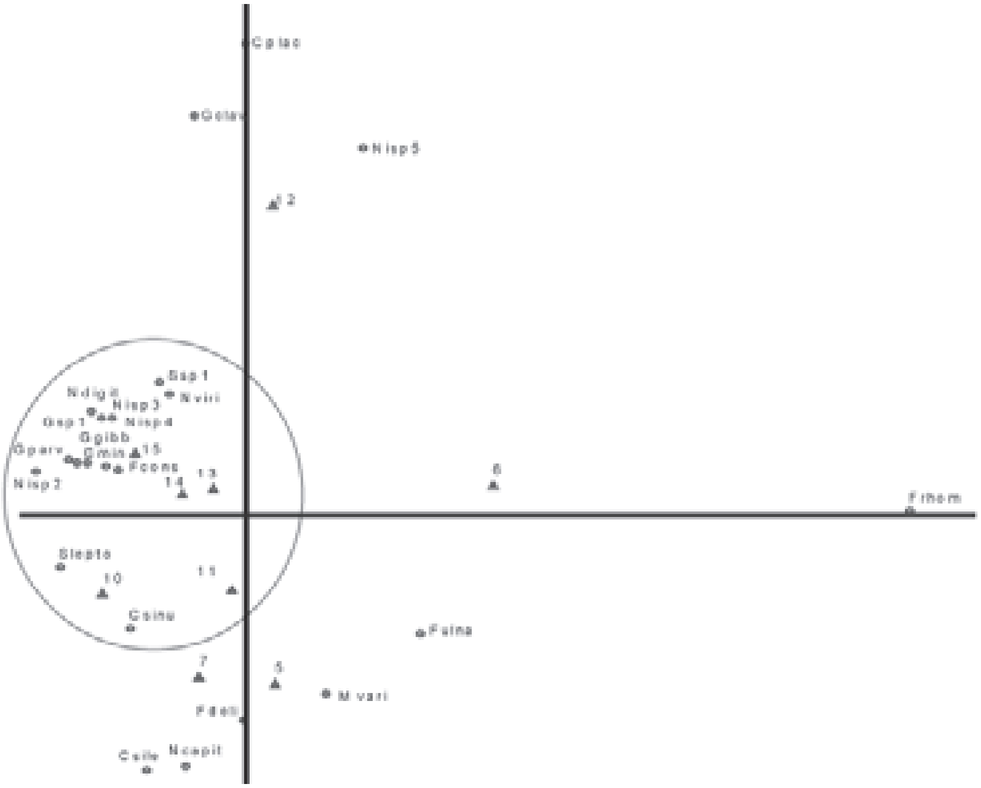


Figura 4. Ordenación por AC de las especies de algas en las etapas de colonización durante el primer período (septiembre). Las especies que se encuentran dentro del óvalo son colonizadoras de etapas intermedias, mientras que las especies que se encuentran por fuera son colonizadoras de etapas primarias y están asociadas a los días 5, 6 y 7.

Durante el segundo período (Figura 5) la colonización empieza a partir del primer día; en total se presentaron cinco especies de etapas primarias, una permanente (*Fragilaria ulna*), cuatro colonizadoras de etapas intermedias y 26 colonizadoras de etapas tardías (Tabla 4). Los tamaños celulares en las especies presentes durante este período oscilan entre 13 y 153 µm, un rango más amplio que el del período anterior. Las características morfológicas de las colonizadoras primarias son variadas; entre las diatomeas predominan biotipos pennados y formas alargadas de hábitos pedunculares. Las de etapas intermedias son especies representantes de las cuatro clases de algas. Las de etapas tardías presentan mayor diversidad morfológica ya que todas las diatomeas son pennadas, con excepción de *M. varians* y las formas varían desde ovaladas- oblicuas hasta alargadas- naviculiformes y sigmoides con hábito postrado y peduncular.

En el tercer período (Figura 6) el desarrollo de la comunidad empieza en el primer día. Las especies fueron en su mayoría colonizadoras de etapas primarias y permanecieron hasta los días 6, 7 y 8. En total se encontraron 26 especies colonizadoras de etapas primarias, nueve permanentes y cuatro colonizadoras

Tabla 4. Estados de colonización de las algas de acuerdo con el tamaño, los días de aparición y la morfología durante el segundo período (noviembre- diciembre).

Estado de colonización	Especie	Tamaño µm	Días de aparición	Biotipo/morfología
Colonizadoras de etapas primarias	Cianoficea	31.7-52	1,2,3,4,5	Forma tetraédrica
	F. cf. *pulchella*	110-153	3,4,5,6,7,8	Pennada-alargada
	F. rhomboides	50	6	Pennada-romboide
	G. clavatum	18-30	3,4,5,6,7,8,9	Pennada-peduncular
	Nitzschia sp$_3$	89-113	4,5,6,7,8,9,	Pennada-alargada
	Nitzschia sp$_4$	20-24	3,4,5,6,7	Pennada-alargada
Colonizadoras de etapas intermedias	*C.* cf. *Stelligera*	16.5-17	10,12	Céntrica-redondeada
	Nitzschia sp$_2$	39-40	8,9	Pennada-alargada
	S. longipes	90-98	8,9,10,11	Procesos alargados
	Lynghya sp.	121c	9	Colonial
Colonizadoras de etapas tardías	*A.* cf. *exigua*	16.5	10	Pennada-alargada
	C. placentula	17-31	7,8,9,10,11,12,13,14,15	Pennada-ovalada-postrada
	C. minuta	14.6-18.2	10,11,12,13,14,15	Pennada-oblicua
	C. silesiaca	26-33	10,11,12,13,14,15	Pennada-oblicua
	C. sinuata	15-18.3	9,10,11,12,13,14,15	Pennada-oblicua
	D. vulgaris	24.4-43.9	10,11,12,13,14,15	Pennada
	E. cf. *encisa*	40-41.2	13,14,15	Pennada-oblicua
	E. cf. *serra*	52-53	13,15	Pennada-oblicua
	F. arcus	48-61	11,12,13,14,15	Pennada-oblicua-alargada
	F. construens	13-14	13,14,15	Pennada-naviculiforme
	F. cf. *delicatissima*	57.3-97.6	13,14,15	Pennada-alargada
	Gyrosigma sp.	110-112.4	14,15	Pennada-sigmoide
	G. augur	17-24.4	9,10,11,12,13,14,15	Pennada-alargada-peduncular
	G. parvulum	23-30.8	7,8,9,10,11,12,13,14,15	Pennada-alargada-peduncular
	G. truncatum	39.04	15	Pennada-alargada-peduncular
	Gomphonema sp$_1$	26-37	9,10,11,12,13,14,15	Pennada-alargada-peduncular
	G. cf. *angustum*	17-29.28	9,10,11,12,13,14,15	Pennada-alargada-peduncular
	M. varians	22-30	9,10,11,12,13,14,15	Céntrica-cilindrica
	N. rhynchocephala	47-63.4	8,7,9,10,11,12,13,14,15	Pennada-alargada-naviculiforme-rafe central
	N. capitatoradiata	24-39.5	9,10,11,12,13,14,15	Pennada-naviculiforme-rafe central
	N. cf. *viridula*	31.7-39.6	10,11,12,13,14,15	Pennada-naviculiforme-rafe central
	N. digitoradiata	24-36.6	10,11,12,13,14,16	Pennada-naviculiforme-rafe central
	N. cf. *palea*	36-56.5	7,8,9,10,11,12,13,14,15	Pennada-alargada-rafe lateral
	P. divergens	37.5-43.92	10,11,12,13,14,15	Pennada-peduncular
	P. cf. *microstauron*	63.44	15	Pennada-peduncular
	R. gibberula	46.4	13	Pennada-oblicua-alargada
	S. leptocladum	68.3-94	8,9,10,11,12,13	Procesos alargados
	Cosmarium sp$_1$	23-25	11,12,13,14,15	Hemicélulas redondeadas
	Closterium sp.	102-106	12,13	Alargada-curvilinea
	M. cf. *arcuatum*	38-50.2	9,10,11,12,13,14,15	arqueada
	Phormidium sp.	126c-334c	12,13,14,15	Colonial
Especies permanentes	*Fragilaria ulna*	73-95	1-,15	Pennada-alargada

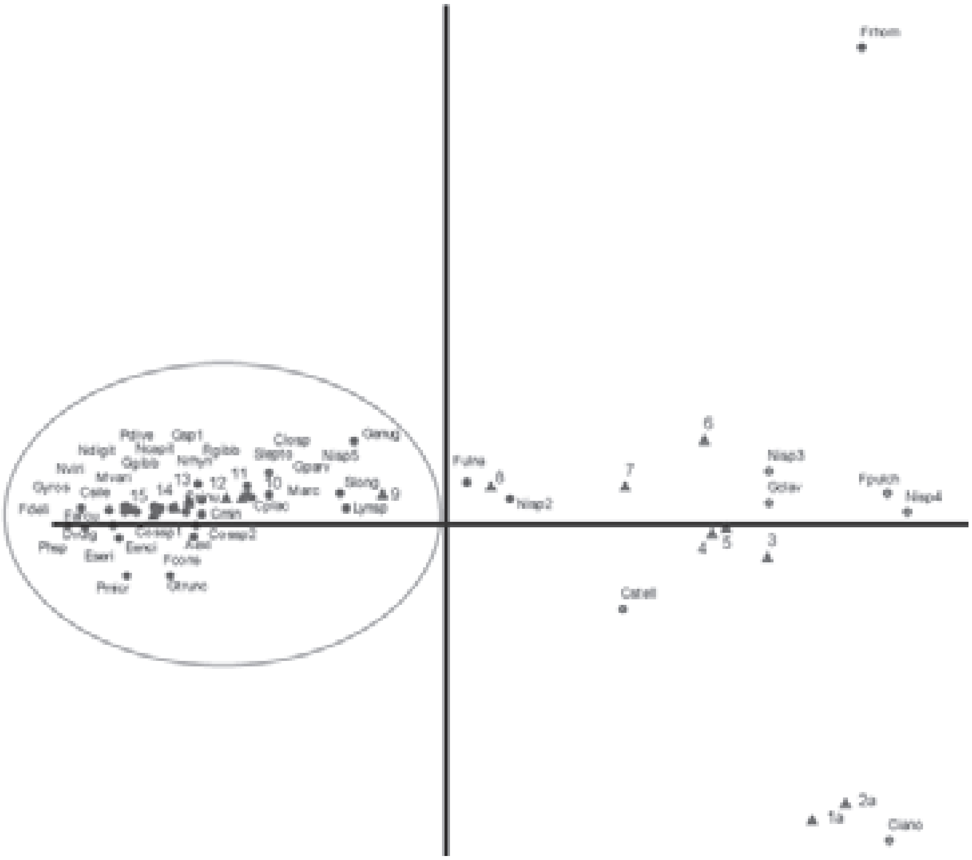


Figura 5. Ordenación por AC de las especies de algas en las etapas de colonización durante el segundo período (noviembre- diciembre). Las especies que se encuentran agrupadas dentro del óvalo son colonizadoras de etapas tardías (menos *Lyngbya* sp. y *S. longipes* que son de etapas intermedias) y las que se encuentran por fuera son colonizadoras de etapas primarias (menos *C. stelligera* y *Nitzschia* sp.$_2$ que son de etapas intermedias).

de etapas tardías (Tabla 5); no se presentaron colonizadoras intermedias. Las diatomeas nuevamente fueron dominantes; las dos cianofíceas permanecieron constantes; y al final se registraron dos especies de *Euglena*. A partir del día 3 se detectó la presencia de los macroinvertebrados Chironomidae y Ephemeroptera (Baetidae y *Thraulodes*) en las placas de colonización; hacia los días 14 y 15 se encontraron de 5 a 6 individuos por placa.

En este período, la comunidad se desarrolla en dos fases bien definidas: etapa primaria y etapa tardía. Los tamaños celulares tuvieron un rango de 13- 185 µm. Sin embargo, la mayoría de colonizadoras de etapas primarias tienen tamaños superiores con respecto a las colonizadoras de etapas tardías. La morfología de las especies es variada; el primer grupo presenta diatomeas pennadas con excepción de *M. varians*; se encuentran especies postradas y pedunculares con formas alargadas,

Tabla 5. Estados de colonización de las algas de acuerdo con el tamaño, los días de aparición y la morfología durante el tercer período (enero- febrero).

Estado de colonización	Especie	Tamaño µm	Días de aparición	Biotipo/morfología
Colonizadoras de etapas primarias	*C. minuta*	15-17	4,5,6	Pennada-oblicua-postrada
	C. silesiaca	28.06-34	1,2,3,4,5,6,7	Pennada-oblicua-postrada
	D. vulgaris	34.5-44	1,2,3,4,5,6,7,	Pennada-oblicua
	E. sorex	29.28-38	1,2,3,4,5,6,7,	Pennada-oblicua
	E. didyma	75	1.3	Pennada-alargada-curvilínea
	F. cf. *delicatissima*	85.4-105	1,2,3,4,5,6,7,8,9	Pennada-alargada
	F. cf. *pulchella*	153.5-185	1,3,4,5,6,7	Pennada-alargada
	G. clavatum	21-32	2,3,4,5,6,7	Pennada-peduncular
	G. cf. *minutum*	41.5-48.8	3,4,5,6,8,9	Pennada-peduncular
	G. parvulum	19.52-24	1,2,3,4,5	Pennada-peduncular
	Gomphonema sp$_1$	22-31.7	1,2,3,4,5,6,7,8,9	Pennada-peduncular
	Gomphonema sp$_2$	47-57	2,3,4,5	Pennada-peduncular
	G. truncatum	21.6-43	3,4,5,6,7	Pennada-peduncular
	Gyrosigma sp.	104-155	1,2,3,4,5,6	Pennada-sigmoide
	M. varians	19.9-40	1,2,3,4,5,6,7	Céntrica-cilindrica
	N. digitoradiata	24-39	1,2,3,4,5,6,7	Pennada-naviculiforme
	N. cf. *viridula*	36-44	1,2,3,4,5,6	Pennada-naviculiforme
	Nitzschia sp$_4$	18-33	1,2,3,4,5,6,7	Pennada-alargada-rafe lateral
	P. divergens	29.3-44	3,4,5,6,7	Pennada-peduncular
	P. cf. *microstauron*	53.68-60	1,2,3,4,5,6	Pennada-peduncular
	Closterium sp.	112	1	Curvilínea
	M. cf. *arcuatum*	36.6-43	1,2,3,4,5,6	Arqueada
	Cianoficea (G.s.d.)	28-41	1,2,3,4,5,7	Tetrahédrica
Colonizadoras de etapas tardías	*F. construens*	13	12.15	Pennada-naviculiforme
	Surirella sp.	100-102	12.14	Pennada-ovoide
	Euglena sp.	112	12.15	alargada-con flagelo
	P. longicauda	29.3-36.6	14.15	Redondeada-con flagelo
Especies permanentes	*C. placentula*	19.5-22	Ene-15	Pennada-ovalada-postrada
	C. sinuata	17-22	Ene-15	Pennada-oblicua
	G. augur	22-34.2	Ene-15	Pennada-peduncular
	G. cf. *angustum*	17.5-24.4	Ene-15	Pennada-peduncular
	N. rhynchocephala	48.8-63.7	Ene-15	Pennada- naviculiforme
	N. capitatoradiata	29.5-44	Ene-15	Pennada-naviculiforme
	Nitzschia sp$_5$	38.5-61	Ene-15	Pennada-alragada-rafe lateral
	Pormiduim sp.	7c-140c	Ene-15	Colonial
	Lyngbya sp.	24c-209c	Ene-15	Colonial

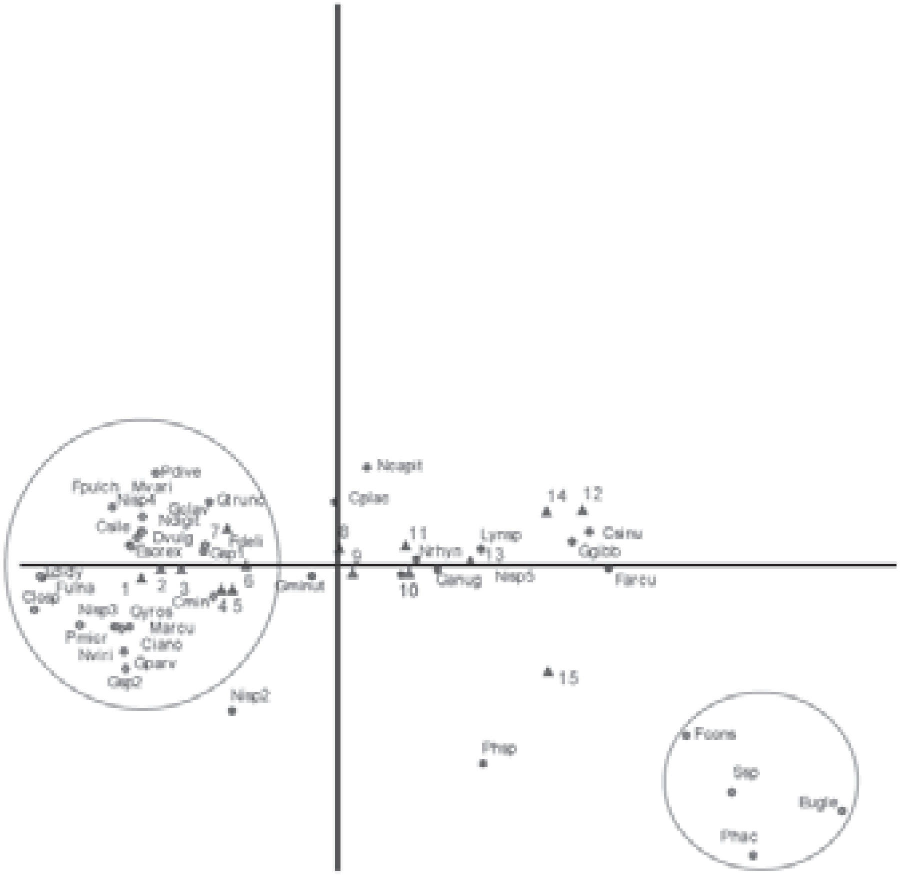


Figura 6. Ordenación de las especies de algas en las etapas de colonización durante el tercer período (enero- febrero). Las especies del grupo I son colonizadoras de etapas primarias, las especies del grupo II son colonizadoras de etapas tardías y las que se encuentran por fuera de los dos círculos son especies permanentes.

curvilineas, oblicuas, sigmoides y naviculiformes.

El grupo de colonizadoras tardías presenta dos diatomeas pennadas de formas naviculoide y ovoide, y dos especies de euglenas alargadas. Finalmente, se presentaron especies permanentes, de las cuales cinco fueron diatomeas muy comunes en el río Tota y dos cianofíceas también comunes y presentes en el muestreo anterior.

DISCUSIÓN

Comportamiento climático, hidrológico y químico del río Tota

La variación significativa en las variables climáticas e hidrológicas definió períodos de estudio con características diferentes. El río Tota presenta valores altos de flujo y velocidad de la corriente en períodos de mayor precipitación y valores bajos de flujo y velocidad de la corriente en ausencia de lluvias.

El oxígeno tiene una relación directa con las variables hidrológicas que explica las variaciones estacionales y depende de los cambios hidrológicos, de la temperatura del agua y de la descomposición de materia orgánica especialmente en épocas de niveles bajos del río.

El contenido de iones y materiales disueltos varía con la estacionalidad climática e hidrológica y de cierta manera afectan los valores de conductividad. En el primer muestreo ésta es relativamente baja por la dilución de materiales producida por lluvias locales; en el segundo período la conductividad aumenta porque se presentan lluvias esporádicas; en el tercer período la ausencia de lluvias y los bajos niveles de flujo permiten altas concentraciones de iones y materiales que aumentan significativamente los valores de conductividad. El rango de valores de calcio y magnesio reportados para este estudio se encuentra por encima de los promedios determinados por Margalef (1983) y Allan (1995) para ríos de montaña de Sudamérica. Las altas concentraciones se deben a la naturaleza de las rocas en la zona de estudio, ya que sus materiales litológicos están compuestos por rocas sedimentarias y areniscas con contenidos de $CaCO_3$ (IGAC, 1995).

Los cationes minoritarios no tienen variaciones estacionales importantes; según Hart & Robinson (1990) las descargas directas de materia orgánica y la fertilización aumentan significativamente los valores de N, P y Si en el agua, sin embargo, en la zona de estudio no se observaron descargas directas ni grandes cultivos que pudieran alterar las concentraciones. Los valores de estos nutrientes se encuentran por debajo del promedio para otros ríos. Las concentraciones de sílice pueden ser relativamente bajas por la lenta meteorización de las rocas y porque además existe una alta demanda por las diatomeas en la construcción de sus valvas.

Influencia del flujo sobre la diversidad y la densidad de algas

El conjunto de variables ambientales e hidrológicas ejercen influencia en la composición de especies y su densidad. La mayoría de especies presentan poca variación y se organizan sobre valores medios de todas las variables, con excepción de algunas diatomeas y las desmidiaceae que se asocian a valores altos de flujo. La menor densidad se encontró en el período de mayores valores de flujo, y la mayor se registró en el período seco, lo cual indica la fuerte influencia del flujo y sus factores asociados sobre esta variable. La diversidad tiene una relación diferente con respecto al flujo; el registro de mayor diversidad en el segundo período cuando los valores del flujo son medios, coincide con el planteamiento de Conell & Slatyer (1978) sobre la hipótesis del disturbio intermedio. Es evidente que se requiere estudios de mayor profundidad para llegar a probar este postulado.

Es importante resaltar que en este estudio los nutrientes no tienen una influencia detectable sobre la diversidad y densidad de algas, probablemente porque el perifiton tiene muy baja respuesta a los aumentos de N y P en la columna de agua circundante (Cattaneo, 1987) y porque en una escala mayor, el flujo está controlando el desarrollo de la comunidad de acuerdo con la estacionalidad climática. Prat (1991) asegura que en los ríos tropicales las comunidades están sujetas a los cambios hidrológicos, físicos y químicos, más que a las interacciones y estrategias entre las poblaciones. En el río Tota se evidencia que durante el primer y segundo período el flujo tiene efectos directos sobre la diversidad, densidad y colonización de especies. Sin embargo, probablemente cuando las condiciones hidrológicas del río reporten valores bajos, el control de la comunidad ocurrirá por herbivoría, pues muchos autores sugieren que en ausencia de disturbios hidrológicos, los macroinvertebrados herbívoros ejercen el control sobre las poblaciones de algas (Cattaneo & Kalff, 1986; Rosemond *et al*., 2000).

Patrones de colonización de las algas del perifiton

Los tres períodos presentan características climáticas, hidrológicas y ambientales diferentes y por lo tanto, cada uno tiene diferentes etapas de colonización. En consecuencia, se puede concluir que la comunidad de algas no sigue un patrón de colonización general, sino que éste varía con las condiciones del río en cada época.

Durante el primer período, el lavado de las placas por exceso de flujo mantiene la comunidad en etapas primarias de desarrollo donde sólo unas pocas especies de diatomeas pueden establecerse. La colonización de las diatomeas en niveles altos de flujo ocurre porque éstas tienen adaptaciones (morfología, producción de mucílago) para mantenerse adheridas (Peterson, 1996). La mayoría de diatomeas encontradas en este período tienen morfología alargada y presencia de rafe lo cual les permite mayor cohesión con los substratos (Burkholder, 1996).

En el segundo período se observa un patrón de colonización con tres etapas bien definidas. Las colonizadoras de etapas primarias, en general son especies pennadas y alargadas que se desarrollan en condiciones de flujos no muy altos (1.2 $m^{-3} s^{-1}$) y aprovechan los nuevos espacios que ofrecen los substratos artificiales. Las colonizadoras de etapas intermedias conforman un grupo heterogéneo, compuesto por diatomeas, una cianofícea y una clorofícea las cuales son rápidamente reemplazadas por otras especies. El grupo de colonizadoras tardías del segundo período es amplio y contiene especies con morfología más compleja; éstas se establecen en condiciones de flujos medios (1.2- 2 $m^{-3} s^{-1}$).

El patrón de colonización es diferente en el tercer período, principalmente porque la mayoría de especies son colonizadoras primarias y la comunidad tiende a la dominancia de unas pocas especies que se mantienen hasta el final, cuando entran unas nuevas a colonizar la etapa tardía del período. El grupo de colonizadoras primarias presenta morfologías muy variadas y complejas. Su establecimiento se debe a condiciones hidrológicas muy bajas y a la acumulación de materia orgánica y nutrientes en el agua. Las colonizadoras de etapas tardías son dos diatomeas y dos euglenas; éstas últimas indican las características hidrológicas bajas del río y acumulación de materia orgánica.

Durante la colonización de este período sólo se encuentran dos etapas y la mayoría de especies que eran tardías en el anterior período son primarias en este, lo que implica un cambio de patrón en las etapas de desarrollo explicado por la rápida colonización de los substratos en condiciones de caudal y velocidad de la corriente bajas.

En síntesis, los tamaños celulares, los días de aparición y la morfología pueden ser indicadores de los patrones de colonización de las algas, no sólo porque permiten establecer una secuencia de cambios dimensionales y morfológicos a nivel intraespecífico, sino también porque reflejan variaciones en la comunidad debidas principalmente a las condiciones hidrológicas del río. Los tamaños varían entre células de la misma especie, entre días de colonización y entre períodos, de manera que es posible identificar tres comunidades diferentes de acuerdo con cada período hidrológico. Como conclusión se establece que la variación en la composición, la diversidad, la densidad y el desarrollo de la comunidad de algas del perifiton depende de factores hidrológicos y los cambios estacionales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento al personal directivo de la Facultad de Ciencias de la Pontificia Universidad Javeriana por el apoyo recibido para la realización de este trabajo. Gracias al apoyo recibido por COLCIENCIAS – BID – UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA a través del proyecto No. 1101-05-11397 se complementó la información necesaria para culminar este trabajo.

LITERATURA CITADA

ALLAN, J. 1995. *Stream ecology*. Chapman & Hall, Great Britain, Alden Press.

A.P.H.A. 1998. *Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales*. American Public Health Association, Washington.

BEGON, M., J. HARPER & C. TOWNSEND. 1996. *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*. Ed Omega S.A. Barcelona.

BURKHOLDER, J. M. 1996. Interactions of benthic algae with their substrata. En: Stevenson, J. R., M. Bothwell & R. Lowe. Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems. Academic Press. San Diego, California.

CATTANEO, A. 1987. Periphyton in lakes of different trophy. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 44: 296- 303.

CATTANEO, A. & J. KALFF. 1986. The effect of grazer size manipulation on periphyton communities. Oecologia 69: 612- 617.

CONELL, J. H. & R. O. SLATYER. 1978. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111: 1119- 1144.

COOPER, S. D., S. DIEHL, K. KRATZ & O. DARNELLE. 1998. Implications of scale for patrons and processes in stream ecology. Australian Journal of Ecology 23: 27- 40.

DONATO, J., L. E. GONZÁLEZ & C. RODRÍGUEZ. 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras Nro. 9 Bogotá.

HART, D. & C. T. ROBINSON. 1990. Resource limitation in a stream community: phosphorus enrichment effects on periphyton and grazers. Ecology 71: 1494- 1502.

IGAC. 1980. *Estudio general de suelos de los municipios de Aquitania, Cuítiva, Iza, Firavitoba, Monguí, Sogamoso, Tota en el departamento de Boyacá*. IGAC, Bogotá.

IGAC. 1995. *Suelos de Colombia. Origen, evolución, clasificación, distribución y uso*. Bogotá.

MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona.

MARGALEF, R. 1993. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions Universitat de Barcelona.

MCCORMICK, & J. R. STEVENSON. 1991. Mechanisms of benthic algae succession in lotic environments. Ecology 75: 1835- 1848.

ODUM, E. P. 1994. *Ecología*. Ed Continental S.A. México.

PAYNE, A. I. 1986. The ecology of tropical lakes and rivers. John Willey & Sons. Londres.

PETERSON, CH. 1996. Response of benthic algal communities to natural physical disturbance. En: Stevenson, J. R., M. Bothwell & R. Lowe. Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems. Academic Press, San Diego, California.

POFF, N., N. J. VOELZ, J. V. WARD & R. E. LEE. 1990. Algal colonization under four experimentally- controlled current regimes in a high mountain stream. American Benthological Society 9: 303- 318.

PRAT, N. 1991. Present trends in river studies. Oecología Acuática 10: 1- 12.

RENBERG, C.S. 1981. Improved methods for sampling, photographic and varve counting of varved lake sediments. Boreas 10: 255-258.

ROSEMOND, A. D., P. J. MULHOLLAND & S. H. BRAWLEY. 2000. Seasonally shifting of stream periphyton: response of algal populations and assemblage biomass and productivity to variation in light, nutrients, and herbivores. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 66- 75.

SOURNIA, A. 1982. Form and function in marine phytoplancton. Biological Review 57: 347- 394.

STEVENSON, J. R., M. BOTHWELL & R. LOWE. 1996. *Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems*. Academic Press. San Diego, California.

WETZEL, R. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. 3ra Ed. Academic Press.

WETZEL, R. & G. E. LIKENS. 2000. *Limnological Analyses, 3rd. Edition*. Springer- Verlag.

WIEGAND, T., K. A. MOLONEY & S. J. MILTON. 1998. Population dynamics, disturbance, and pattern evolution: identifying the fundamental scales of organization in a model ecosystem. American Naturalist 152 (3): 321- 337.

Recibido: 03/08/2002
Aceptado: 10/06/2003